BULLETIN DE L'INSTITUT OCÉANOGRAPHIQUE
(Fondation ALBERT Ier, Prince de Monaco)
No 152. — 20 Septembre 1909.

Mémoire sur la biologie du tonnelier de mer (*Phronima sedentaria* Forsk.).

CHAPITRE II.

Le comportement : mouvements et réflexes,
(étude expérimentale et opératoire).

par Romuald MINKIEWICZ.

§ 1. — C'est avec peine, que je dois commencer ce chapitre encore par une rectification des erreurs qui se trouvent dans les grands traités généralement connus. C'est ennuyeux, néanmoins indispensable. Car il s'agit de la position, que la Phronime occupe dans son tonneau, grâce à une disposition spéciale de ses pieds.

Chose importante, lorsqu'on cherche à comprendre son comportement.

La figure relative de « Bronn's klassen u. Ordnungen » (Amphipoda Hyperina. Tabl. xxxiv, fig. 4, d'après Claus) représente évidemment l'*habitus* d'un animal, qui se trouve déjà mal. Les deux premières paires de péréiopodes sont complètement fausses ; car en réalité, elle sont beaucoup plus longues et ont une position toute autre, comme nous arriverons à le voir.

La figure incluse dans « *Das Leben des Meeres* » de Keller (Tabl. IV, fig. 1, soit-disant d'après Claus ?? aussi) représente bien l'habitus de l'animal, mais en revanche, on ne parvient pas à comprendre, comment l'animal peut se maintenir dans le tonneau et pourquoi il n'en sort pas ? car ses pattes, aussi bien les postérieures (la VIe et la VIIe), que les antérieures (IIIe et IVe), sont suspendues inertes, sans s'attacher aux parois du tonneau. Je suis forcé de supposer, que la figure a été faite sans modèle, car *jamais* les pattes de VIe et VIIe ne se trouvent orientées en bas, même sur les animaux conservés dans l'alcool ou dans d'autres liquides (voir la fig. 22).

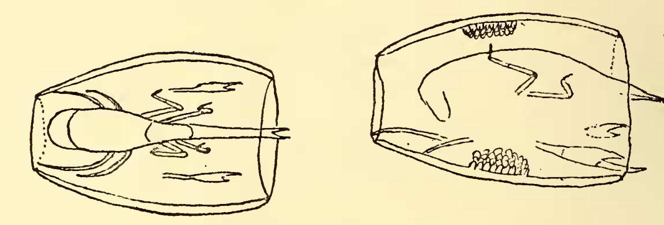


FIG. 22. — (Schémat.). Position normale des pattes (IIIe-IVe et VIe-VIIe) et des pinces (V^e^ paires). A gauche, vue du côté dorsal. A droite, vue du côté latéral (en 3/4) avec des larves à l'intérieur du tonneau.

De même, ce n'est qu'une erreur, ce qu'écrit Pagenstecher (1861, p. 21) : « *Sie hält sich im Innern mit den fünf vorderen Thoracalfusspaaren fest* », parce que les pattes-pinces (V^e^ paire de péréiopodes) ne servent point à la fixation dans le tonneau et restent toujours libres et pendantes.

Ce sont les quatre paires thoracales (IIIe et IVe, VIe et VIIe) (1), qui servent au maintien dans l'intérieur du tonneau et à l'exécution du mouvement de culbute, que nous examinerons plus tard.

Ces 4 paires sont disposées en deux groupes : l'antérieur (IIIe et IVe) et le postérieur (VIe et VIIe) ; c'est, le groupe antérieur qui sert à s'appuyer contre la paroi, qui entoure l'orifice antérieur ; le postérieur — à l'accrochement à la paroi supérieure du tonneau. (Fig. 23).

(1) En numérotant comme Ire et IIe les deux paires de gnathopodes, qui ne participent point à l'action de la marche ni à la fixation dans le tonneau.

Conformément à cette fonction, les pattes des deux groupes dans les jointures des *genu* (1) et dans celles du carpo-métacarpe sont fléchies dans des directions opposées ; dans le groupe antérieur de telle façon, que le *métacarpe* avec son *dactylus* soit dirigé en bas et en avant, dans le groupe postérieur — il doit s'orienter en haut et en arrière (fig. 23 et 24). Les figures ci-jointes montreront ces différences bien mieux, que les descriptions longues et ennuyeuses.

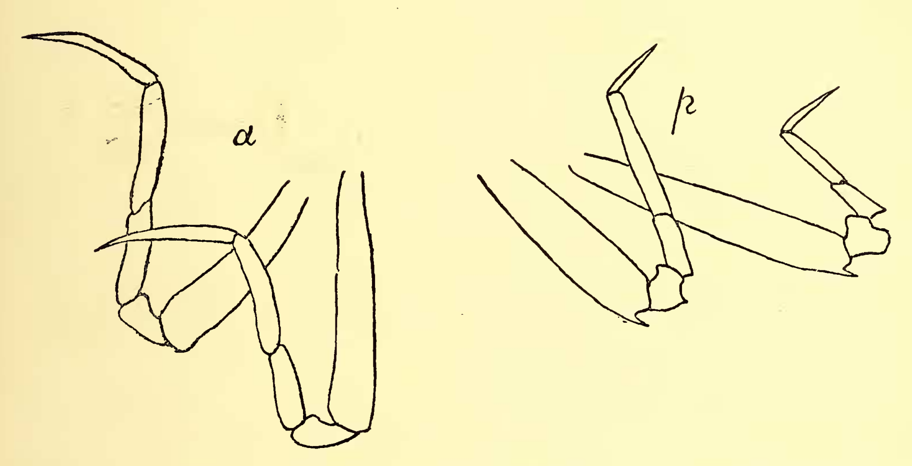


Fig. 23. — Même position, dessinée d'après nature. Grossissement 16/1. *a*. groupe antérieur (IIIe et IVe). *p*. groupe postérieur (VIe et VIIe).

Ainsi, l'animal est solidement fixé à l'intérieur du tonneau, sans crainte de chute, même dans le cas, où ses *ploeopodes* auraient marché à plein coup de rame.

Cependant, cette fixation de l'animal n'est point passive ni invariable. L'animal se maintient par l'emploi actif de ses muscles ; les ayant relachés, il peut faire quelques mouvements, et devenu faible, malade et mourant, il ne peut plus se maintenir et tombe dehors, alors que les plaeopodes conservent encore une faible capacité de mouvement.

§ 2. — La natation peut adopter des formes diverses, en dépendance de deux agents : 1° la position de l'animal et 2° la force des battements des pieds-rameurs.

(1) C'est-à-dire, *femur-genu* et *genu-tibia*.

Quand l'animal est placé dans le tonneau dans la position décrite ci-dessus, de façon que ce n'est que l'abdomen entier ou en partie, qui fait saillie en arrière, dans la direction de l'axe du corps (fig. 25 et 22), alors son tonneau avancera directement en avant, à coups de rame de force moyenne. C'est un mouvement progressif normal.

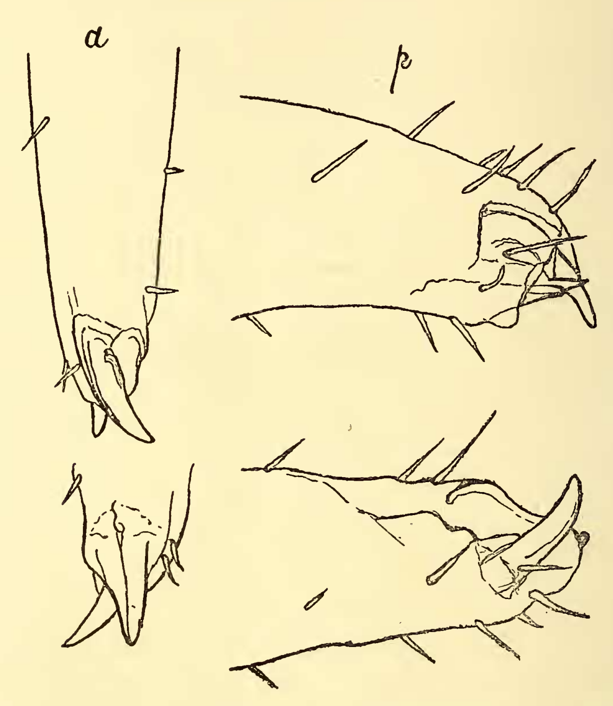


Fig. 24. — L'extrémité du métacarpe et le dactylus des pieds-accrocheurs. *a.* du groupe antérieur. *p.* du groupe postérieur (Zeiss. syst. BB. Oc. 12).

Si l'abdomen est recourbé (l'animal conservant la même position dans le tonneau), et si ses plaeopodes rapprochés n'exécutent que de faibles mouvements (fig. 26), le tonneau n'aura plus de mouvement progressif précis; il reste sur place, agité de faibles secousses ou bien vacillant.

Ceci est un mouvement exclusivement respiratoire, servant simultanément à la respiration de la mère et à celle des petits, qui se trouvent dans le tonneau. Naturellement, chaque mouvement progressif n'en est pas moins un mouvement respiratoire.

Le mouvement progressif est d'autant plus fort, que l'abdomen est plus tendu et les ploeopodes plus éloignés les uns des autres, ce qui leur donne un élan supérieur et une force des battements plus accentuée.

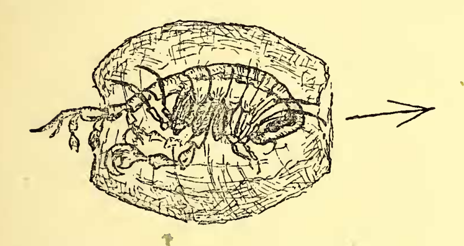


FIG. 25. — Position pendant la nage normale en avant. (D'après nature, par un dessinateur non biologiste).

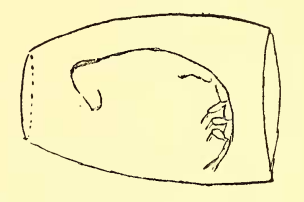


FIG. 26. — (Schémat). Position de repos. Faibles mouvements respiratoires.

Lorsque les mouvements sont très forts, l'abdomen détourne vers le dos et vient s'appuyer sur le bord supérieur de l'orifice postérieur. Aussitôt, le tonneau se met à décrire un arc (fig. 27), concave en haut, dans le sens de la concavité de l'axe de l'animal.

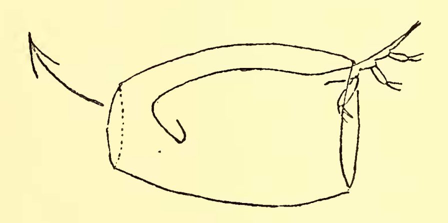


FIG. 27. — (Schémat.) Natation forte, décrivant une courbe, indiquée par la flèche.

Il arrive quelquefois, que l'animal sort davantage de l'orifice postérieur, de façon que seule la VIe paire est bien attachée, tandis que la VIIe se maintient à peine à l'orifice du tonneau ou bien reste suspendue dans l'air. Le tonneau se met alors à décrire un cercle : si le mouvement est faible et l'abdomen recourbé, le centre du cercle se trouve du côté ventral de l'animal (fig. 28) ; un mouvement fort et l'abdomen rejeté en haut déterminent le centre du cercle sur le côté dorsal (fig. 29).

Dans ce dernier cas, les dimensions du cercle dépendent de la force plus ou moins grande avec laquelle l'animal se rejette en arrière. Ce mouvement parvient quelquefois à une force si grande, que seul le sommet convexe de la tête de Phronima reste dans le tonneau, la « bouche » fait saillie au dehors et la queue arrive à être portée bien haut au dessus du tonneau, par un mouvement acrobatique.

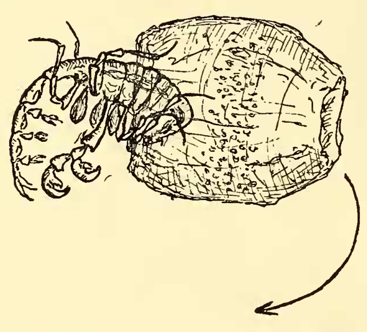


Fig. 28. — Les VIe péréiopodes, seuls du groupe dorsal accrochés. Les VIIe libres. Faible mouvement des ploeopodes. Courbe, par conséquent, dirigée en bas. (D'après nature, par le même dessinateur non biologiste).

L'animal se met à faire des tours d'une vitesse folle, comme sur un trapèze (fig. 30). Vue excessivement intéressante !

Il arrive même, que l'animal ne se soutient qu'à l'aide de ses pattes antérieures (IIIe et IVe), la VIe paire suspendue inerte.

Evidemment, on ne peut observer toutes ces modifications de la natation, que pendant les quelques heures, qui suivent immédiatement la capture de l'animal.

Plus tard l'animal perd peu à peu sa bonne humeur, sa mobilité et ses forces. Seuls les mouvements faibles et ralentis des ploeopodes subsistent jusqu'à la mort.

Le mouvement des ploeopodes reste toujours *périodique et rythmique*, aussi bien chez les sujets bien portants, que chez ceux, qui sont malades.

La vitesse du rythme, la longueur des pauses et celle des périodes actives diffèrent beaucoup les unes des autres, même dans les périodes consécutives. Mais le plus souvent, la pause vient après une vingtaine de battements. Il arrive cependant, que la période active embrasse une centaine et plus de battements.

Chaque pause fait arrêter le tonneau, et souvent (pas toujours !) il retombe sur le fond de l'aquarium. Cette chute n'est, probablement, qu'une conséquence des conditions anormales de la captivité.

Il est impossible de définir la cause de toutes ces modifications. L'animal semble céder spontanément aux périodes d'excitation plus forte, qui s'exprime par des mouvements plus longs, plus rapides, plus forts et plus variés.

Je dis *spontanément*, car le moyen nous échappe de ramener ces états physiologiques à une influence extérieure quelconque.

§ 3. — *Les mouvements dans l'intérieur du tonneau* sont encore plus variés, mais peuvent être provoqués, jusqu'à un certain degré, par voie expérimentale. Ils prennent alors le caractère d'une réaction défensive, qui s'exprime de diverses manières, en rapport avec la force de l'excitant, sa durée et sa répétition.

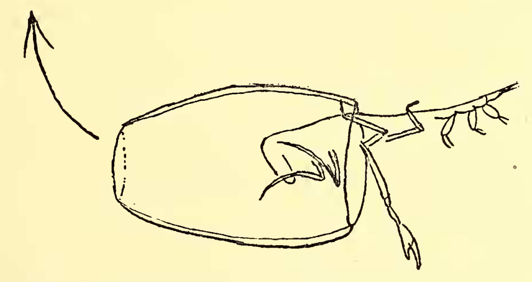


Fig. 29. — (Schémat.). Même position. Mouvement fort : courbe en haut.

La tête dure de l'animal est beaucoup moins sensible aux agents mécaniques, que l'abdomen. L'attouchement de la tête par une soie de porc reste absolument sans influence et, probablement, n'est point perçu par l'animal. L'attouchement de l'abdomen provoque une réaction immédiate : les pattes de la v[e] paire tendent en arrière, battent dans diverses directions, et leurs pinces exécutent des mouvements de saisie violents.

Les faces internes du *carpus* et *metacarpus* (tournées l'une contre l'autre), sont excessivement sensibles au moindre attouchement : les pinces se ferment immédiatement.

Une excitation plus forte de l'*abdomen* ou bien de la face ventrale du *thorax* (au moyen d'une aiguille, introduite dans le tonneau par un trou), provoque le recul de l'animal tout entier. c'est-à-dire une sortie partielle du tonneau et de forts battements des pinces en avant, sur la face externe du tonneau (fig. 31).

Une excitation légère des *uropodes* au moyen d'une soie de porc ou bien l'accollement d'une chose quelconque, du mucus par exemple, occasionne un recourbement de l'abdomen jusque vers la bouche, et le nettoyage des *uropodes* par les *gnathopodes*. Ce mouvement peut-être observé très souvent dans les aquariums.

En revanche, la tête, tout au moins ses faces frontale et pariétale, est tellement insensible à tout stimulant mécanique, qu'on peut lui donner des coups assez forts, la pousser ou bien appuyer sur elle avec une aiguille, sans provoquer le moindre changement dans l'attitude de l'animal.

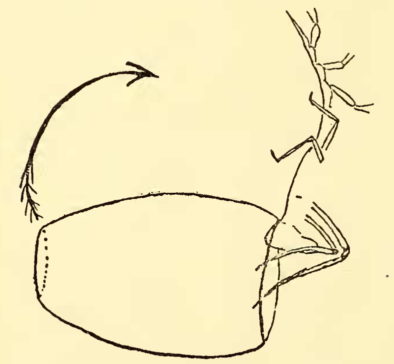


Fig. 30. — (Schémat.) Natation violente, en cercle étroit, comme sur un trapèze.

Seules, des poussées très fortes produisent cet effet, que l'animal recule en arrière. Plusieurs poussées arrivent à le faire complètement sortir du tonneau.

Le plus intéressant de tous les mouvements de la Phronime est indubitablement son mouvement de culbute, qu'il effectue dans le tonneau. On peut l'observer souvent, sans cause évidente, pendant la pause entre deux périodes de natation. De même, sans cause externe évidente, on observe les poussées de l'animal dans le tonneau, soit en avant, soit en arrière. Cependent, cet avancement ou ce recul peut aussi être provoqué expérimentalement.

En général, chaque obstacle rencontré arrête le mouvement progressif du tonneau en natation, provoque « l'inquiétude » de l'animal et un changement dans sa conduite.

Il arrive quelquefois, que le tonneau nageant s'appuie par son orifice antérieur contre la paroi de verre de l'aquarium. Pendant la pause, grâce à la cessation des battements des ploeopodes et grâce au recourbement de l'abdomen, il y a change-

ment de rapport du poids de l'animal et de l'eau, et d'habitude le tonneau tourne un peu. Ce mouvement passif occasionne l'écartement du tonneau de la paroi aquariale et le changement de sens de son axe. A une phase nouvelle de natation, le tonneau peut s'éloigner de la paroi, mais il peut aussi s'y appuyer de nouveau. Ceci entraîne le renforcement des coups des ploeopodes, un recul de l'animal et un mouvement natatoire encore plus fort. Le tonneau demeure sur place. Après quelques (un seul parfois, mais souvent plusieurs) efforts pour nager, l'animal soudain avance vers la paroi de l'aquarium, comme s'il poussait par les coups de rame son corps, au lieu de pousser le tonneau. Ensuite, c'est un recul nouveau avec l'action natatoire renforcée, ou bien un mouvement de culbute dans le tonneau de sorte que l'orifice postérieur devient antérieur ; dans ce dernier cas, l'animal s'éloigne ensuite de l'obstacle.

Nous voyons ici, qu'un stimulant (1) immuable, mais persistant augmente de plus en plus la réaction motrice de l'animal et provoque ainsi toute une série de changements dans sa conduite.

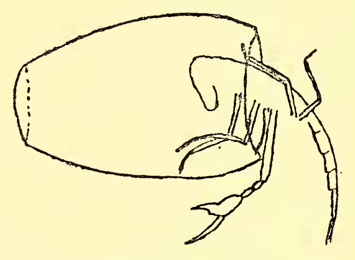


Fig. 31. — (Schémat.) Mouvement de « défense » fort.

On peut l'observer d'une manière encore plus intéressante, en arrêtant le tonneau artificiellement.

Introduisons une aiguille dans l'orifice antérieur et enfonçons-la dans la paroi inférieure du tonneau (fig. 32).

Le tonneau arrêté, l'animal avancera. Ses pattes antérieures ou bien sa tête heurtent l'aiguille, et alors il se met à gratter avec ses gnathopodes et mordre avec ses maxilles. Ce n'est qu'après un moment d'une considérable durée, qu'il exécute les phases suivantes de sa réaction habituelle, décrites ci-dessus, jusqu'à celle du mouvement de culbute.

(1) Dans le cas donné, stimulant mécanique : résistance augmentée de l'eau à l'effort des pieds-rameurs par suite de l'arrêt du tonneau.

Mais, le tonneau, fixé sur l'aiguille, ne peut partir dans aucune direction. C'est en vain que l'animal, sa tête tournée vers l'orifice postérieur, renouvelle ses efforts. Et par-dessus le marché, l'aiguille l'empêche d'étirer son abdomen.

Après une ou plusieurs pauses, l'animal refait son mouvement de culbute et les autres réactions.

La conduite de Phronime change radicalement après quelques mouvements de culbute inefficaces (après deux quelquefois, et même après une seule culbute).

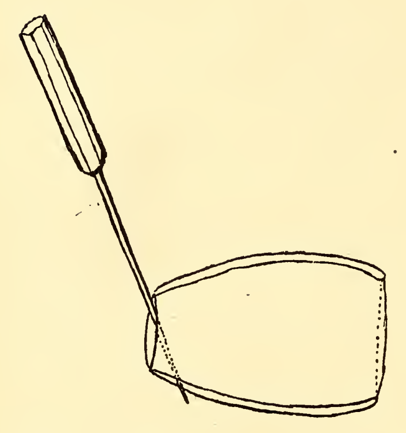


Fig. 32. — (Schémat.) Aiguille qui fixe le tonneau, introduite par l'orifice antérieur.

Ce changement peut être de trois ordres différents. Ou bien l'animal abandonne de nouvelles épreuves et n'exécute que des mouvements respiratoires. C'est une longue pause générale, on dirait une phase de fatigue.

Ou bien, l'animal sort par l'orifice postérieur du tonneau, sa tête en avant, et, l'ayant franchi à peine avec ses pattes antérieures, il se dresse sur la face externe du tonneau et s'y promène, en décrivant des trajectoires spirales, pour revenir après quelque temps à l'intérieur par le même orifice.

Dans le langage anthropomorphique cela aurait signifié « la volonté d'apprendre, ce qui vient d'arriver », « l'examen de cause de l'arrêt du tonneau » etc.

Cette série de réactions a toutes les apparences d'une conduite finale. Cependant cette finalité est une résultante complètement accidentelle de l'excitation motrice, augmentée par suite d'arrêt du tonneau et qui force l'animal à exécuter une série d'actions, dont quelques-unes peuvent avoir pour effet de l'écarter de l'obstacle, ainsi que le décrivit si bien Jennings (1906) chez l'infusoire Stentor.

La preuve est, qu'une partie de ces mouvements est nettement afinale. Je ne tiens pas compte du rongement de l'aiguille, ni de la promenade sur le tonneau. Mais, je suis forcé de reconnaître comme afinal le détour réitéré de la tête vers l'obstacle et les nouveaux efforts de natation dans ce sens.

Cela apparaît d'une façon plus claire encore, si nous plaçons l'aiguille non dans l'orifice antérieur du tonneau, mais dans le postérieur. Après un certain temps, l'animal fait la culbute, comme dans le premier cas, en s'efforçant de nager vers l'obstacle juste. Ceci ne peut plus être mis au compte des habitudes que l'animal pouvait avoir contractées pour éviter les objets volumineux, qu'il rencontrait nageant dans la mer.

On ne peut non plus considérer ce mouvement de culbute de la Phronime comme réaction immédiate du contact de sa tête ou de son abdomen avec le verre, l'aiguille ou un objet dur quelconque. Parce que la culbute a lieu aussi dans le cas, où l'on prend le tonneau par son milieu, sans toucher à ses orifices (ni à l'animal).

§ 4. — Les auteurs ne se sont pas occupés de ce *mouvement de culbute* (1) de Phronime, si caractéristique pourtant et si intéressant sous tous les rapports ; cependant, déjà en 1775, l'œil attentif de Forskål avait bien aperçu ce mouvement : « *saepe situm mutans* ».

L'animal normal, fraîchement captivé, exécute ce mouvement (ou plutôt toute une série des mouvements) avec une telle rapidité, qu'il est parfaitement impossible de déterminer sa façon d'être, ni de distinguer ses phases particulières.

Ce n'est que plus tard, lorsque les réactions de l'animal ralentissent, qu'on peut le faire jusqu'à un certain degré. Pas complètement, parce que c'est le temps où l'animal culbute avec difficulté et répugnance, malgré les impulsions convenantes répétées. Je ne suis arrivé à analyser cette réaction, qu'après l'avoir soumise à un examen opératoire.

(1) Du reste, comme de son comportement en général.

Phase première. — L'animal remue ses quatre pattes antérieures, comme les affranchissant et les disposant à un mouvement ultérieur plus fort. Quelquefois, il glisse doucement en arrière et dans les directions latérales. Les pattes postérieures doucement commencent à remuer.

Phase deuxième. — La Phronime délivre ses pattes postérieures, en se détachant de la paroi supérieure du tonneau.

Phase troisième. — Presque simultanément, elle recourbe très fortement son abdomen en avant, se pliant toute entière en ganse (fig. 33).

Phase quatrième. — Ce recourbement de l'abdomen, aussi bien que le mouvement continue des pattes antérieures déterminent dans le moment même le contact des pattes postérieures (dorsales) avec la paroi inférieure du tonneau et l'action d'accrochement à cette paroi.

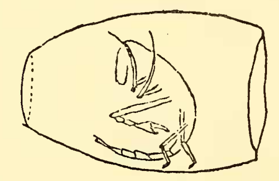


Fig. 33. — (Schémat.) Mouvement de culbute. Phase troisième.

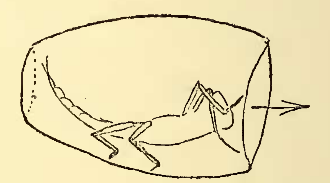


Fig. 34. — (Schémat). Mouvement de culbute. Phase cinquième.

Phase cinquième. — Simultanément, l'animal se redresse, lançant sa tête et son thorax en arrière (fig. 34).

Phase sixième. — L'animal détourne en bas sa face ventrale au moyen d'un mouvement latéral de ses pattes.

Phase septième. — Les pattes remuent encore quelque temps, comme si elles cherchaient à trouver une position plus commode ; enfin l'animal prend une position définitive et se calme pour un temps plus ou moins long, ou bien recommence ses mouvements respiratoires et ceux de natation.

Cependant, cette division, sauf les phases première et septième, est, dans une certaine mesure, artificielle pour deux causes : 1° tout le procédé s'accomplit avec une rapidité d'éclair

et les phases se confondent les unes avec les autres ; 2° les pattes antérieures de l'animal remuent tout le temps, en imprimant au corps des positions transitoires et effaçant les limites entre les phases particulières. Ainsi par exemple, jamais l'animal ne se trouve sa face ventrale et sa « bouche » en haut, comme le dit schématiquement notre phase cinquième, parce que déjà auparavant, grâce à l'action de ses pattes antérieures, il s'est détourné entièrement ou en partie, en dirigeant sa « bouche » en bas.

La *participation des différentes pattes* dans le procédé de culbute est très diverse. La part la plus grande, comme ça se voit du précédent, revient aux pattes antérieures, incessamment en action au cours du procédé.

L'amputation de deux paires antérieures rend la culbute impossible. Cependant, l'animal se maintient dans le tonneau de façon complètement normale et peut nager avec lui, ce qui prouve que le rôle principal dans l'accrochement de Phronima appartient aux pattes postérieures (dorsales). Quant aux mouvements dans le tonneau, ils lui sont presque impossibles.

Inversement, *l'amputation des deux paires postérieures*, en principe, ne gêne en rien le mouvement de culbute. Le remuement de pattes antérieures suffit à provoquer une exécution telle quelle de l'action, qui cependant s'accomplit d'une façon anormale et le plus souvent réussit mal. Car, généralement, l'animal privé des pattes postérieures ne peut pas se maintenir dans le tonneau d'une façon normale ; il tombe sur la paroi inférieure et reste dans une position oblique, en touchant de son corps au tonneau. Tout de même, il nage bien avec le tonneau, puisque ses pattes antérieures s'accrochent avec une force suffisante pour que l'abdomen redressé puisse présenter une base solide à l'action des ploeopodes. Il peut aussi changer de place dans le tonneau, mais il détourne sur lui-même avec une très grande difficulté. Jamais ça ne lui réussit du premier coup. Il doit recourber son abdomen plusieurs fois, et encore il ne parvient qu'à faire changer partiellement sa position, se mettre par exemple transversalement ou bien obliquement. Alors, après un nouvel effort,

il revient souvent à sa position primitive. Cependant, il arrive quelquefois, que le résultat est bon et la tête de Phronime regarde maintenant par un autre orifice.

L'amputation d'une paire postérieure, de la VIe ou VIIe, n'entraîne pas de changements distincts.

L'amputation de la première paire antérieure n'exclue pas la possibilité du mouvement de culbute et d'autres actions, qui cependant s'accomplissent beaucoup moins bien.

En réunissant toutes ces données d'observation et d'expérience et les considérant l'une après l'autre (y compris quelques-unes de celles, que je vais présenter dans le paragraphe suivant), je parviens à la conclusion, que ce mouvement si caractéristique et si compliqué qu'est l'action de culbute, ne présente rien de « spécifique ». Il ne représente qu'une série de mouvements de toutes les pattes marcheuses et de l'abdomen, mouvements mutuellement conditionnés, soit par réflexe, soit d'une façon accidentelle et mécanique. Et les mouvements eux-mêmes ne sont que le résultat de l'excitation motrice, qui augmente progressivement et gagne toute une série d'organes. Ainsi par exemple le fort recourbement de l'abdomen, qui présente le moment critique du procédé de culbute, ne diffère pas absolument de son mouvement répété maintes fois lors du nettoyage de l'abdomen par les gnathopodes. Joint au mouvement général des extrémités, il amène inévitablement au changement de position de l'animal et à l'accrochement de ses pattes postérieures à la paroi inférieure du tonneau.

§ 5. — Il nous reste à décrire en quelques mots la conduite de Phronime *hors du tonneau*.

Chassée par force ou bien ayant quitté le tonneau fixé, la Phronime nage très rapidement. L'excitation motrice, qui l'a chassée du tonneau, dure encore ou bien augmente peut-être, grâce aux conditions inaccoutumées, dans lesquelles elle se trouve. N'ayant plus son appui dans le tonneau, l'animal ne peut plus tenir équilibre au poids volumineux de sa tête et tombe, la tête en bas.

(La même chose arrive aux petits, qui échappent du tonneau maternel).

Il tombe sur le fond de l'aquarium, ses pattes antérieures et ses pinces écartées, et là, sa tête en bas — en pose d'acrobate — il marche longtemps, remuant ses pattes antérieures (fig. 35).

De même, si, nageant en position horizontale, il arrive en contact avec la paroi de l'aquarium ou avec une surface plane quelconque, il y appuie sa tête et ses pattes, en les remuant.

Et, s'il approche d'un objet quelconque plus petit, à surface inégale, il s'y accroche par ses pattes antérieures et grimpe desssus. C'est de cette façon qu'il s'attache, entre autres, aux salpes, aux pyrosomes et aux tonneaux vides, qu'il rencontre. Supportant le poids de l'animal, l'objet peut bien tourner dans l'eau.



Fig. 35. — (Schémat.) En dehors du tonneau, sur le fond de l'aquarium.

Ayant rencontré un orifice dans un tel objet, l'animal y pénètre, d'en bas ou d'en haut, sans différence, en dépendance de sa position et de son rapport avec l'orifice. Il entre toujours la tête en avant.

Arrivé dans l'orifice (d'un tonneau par exemple) sitôt qu'il touche à la paroi avec une de ses pattes postérieures, il s'y accroche, pénètre plus loin, prend sa position habituelle et après quelque moment, recommence sa conduite normale. Cependant, d'habitude, il se détourne sur lui-même dans la cavité (une seule ou même plusieurs fois).

On ne peut pas constater, que la Phronime « reconnaisse » le tonneau d'entre plusieurs autres objets, avant qu'elle ait rencontré accidentellement l'orifice, et, y étant entrée, accidentellement aussi (1) (comme ça se voit d'après sa conduite), ait trouvé des conditions convenables.

(1) Le contact des pattes antérieures avec un objet quelconque (même le contact d'une aiguille) provoque immédiatement leur remuement ; souvent aussi, un mouvement simultané des pattes postérieures.

Bien entendu, elle n'affecte pas non plus de prédilection pour un tel ou un autre tonneau, si seulement le tonneau est assez volumineux, pour la laisser entrer. Est-ce un tonneau à elle ou à une autre, résultat du propre travail ou bien de celui d'autrui, cela n'a nulle importance, à ce qu'on peut observer dans les aquariums.

Les observations sur les animaux décapités prouvent la même chose. *Après la décapitation* (ce qui signifie enlèvement simultané du cerveau), malgré une plaie béante, l'animal non seulement conserve la vie pendant quelques heures, mais encore se comporte, en général, d'une façon normale, sur quoi j'ai déjà attiré l'attention dans mon étude polonaise sur l'instinct (1907).

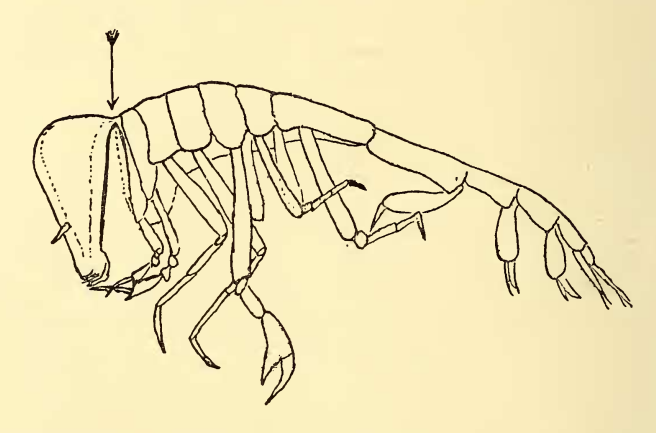


Fig. 36. — Tête découpée d'en bas, suspendue sur un morceau du tégument dorsal, dans l'endroit indiqué par la flèche. (Un peu schématisé).

Naturellement, la condition est nécessaire, que l'opération soit faite sur l'animal fraîchement capturé, par un seul coup de ciseaux, bien tranchant, sans abîmer les pattes antérieures, juste dans la jointure de la tête avec le premier segment du thorax. Alors, l'animal nage même mieux, qu'un autre non opéré, en dehors du tonneau, puisque sa tête volumineuse ne lui pèse plus. Les mouvements respiratoires, ceux de la préhension des pinces, du recourbement de l'abdomen, de son nettoyage par les gnathopodes etc., sont presque normaux, surtout dans les premiers moments après l'opération.

Les gnathopodes exécutent encore leurs mouvements habituels au-dessous de la plaie, dans les environs, où se trouvaient auparavant les maxilles, comme s'ils y « nettoyaient » encore quelque chose. Ceci se présente d'une façon encore plus intéressante, si l'on découpe la tête, par une incision du côté ventral, de manière qu'elle reste suspendue à une tranche du tégument dorsal, comme sur une penture (fig. 36).

Les gnathopodes se mettront à nettoyer les maxilles mortes qui cependant ne peuvent plus leur fournir aucune excitation locale, tout en occupant leur ancienne place. Néanmoins, le « nettoyage » continue, sans doute grâce à la durée (ou bien, même à l'augmentation) de l'excitation motrice générale.

L'absence de tête n'empêche pas la Phronima de prendre attache et de marcher sur un tonneau rencontré. Elle ne peut plus se maintenir longtemps dans le tonneau, à cause de l'affaiblissement de ses muscles, des extenseurs surtout, qui sont nécessaires pour l'accrochement à la paroi supérieure. C'est donc bientôt, que le mouvement des ploeopodes porte l'animal hors du tonneau.

Il y a encore un phénomène digne d'être noté : *L'animal décapité jouit des périodes d'activité et de repos*, *comme l'animal normal.* Il respire par périodes et nage par périodes aussi.

Voici que l'animal reste bien tranquille au fond de l'aquarium, ou bien sur la surface de l'eau, près de la paroi. Sans changement extérieur quelconque, tout à fait *spontanément,* il abandonne son état de repos, nage quelque temps, puis s'arrête de nouveau, etc.

Ainsi donc, la « spontanéité » d'une telle ou autre manifestation de son comportement n'est point liée (1) avec la possession de la tête et des grands ganglions antérieurs (du soi-disant « cerveau »). Elle n'est qu'une conséquence des changements

(1) Voir les données intéressantes et les conclusions en cette question, dans mon travail polonais, plus étendu : « *Essai d'une analyse de l'instinct par la méthode objective* », Revue polonaise de Philosophie, t. x-xi (1907-1908), Varsovie.

plus ou moins périodiques dans l'équilibre physiologique de l'animal, en rapport sans doute avec la circulation et le métabolisme.

Tout cela peut être le mieux observé pendant la première demi-heure après l'opération. Plus tard, l'animal faiblit de plus en plus, à cause de l'épanchement du sang, peut être aussi de l'infection de sa plaie. Cependant, même à un affaiblissement extrême, quand il ne peut exécuter que des mouvements respiratoires lents et faibles, ces mouvements n'interviennent que par périodes.

Tous ces faits projettent une lumière bien définie sur le comportement de Phronima, décrit dans les paragraphes ci-dessus, en confirmant en même temps la vérité de mes opinions à leur égard.

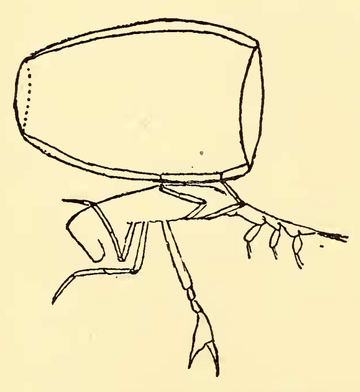


Fig. 37. — (Schémat.) Accrochement des pattes postérieures à un tonneau, suite d'un attouchement accidentel.

Encore quelques remarques :

En nageant sans tonneau, la Phronime normale ou décapitée peut quelquefois avancer une partie du dos et de la tête hors de l'eau. Les parties avancées (sorties) reluisent comme du verre. L'animal s'attache à la surface de l'eau comme des Planaria, par exemple, ou certaines Némertes, et longtemps ne peut se détacher pour plonger.

Il arrive aussi, que la Phronime touche à un tonneau (nageant dans les couches supérieures de l'eau) avec ses pattes postérieures dorsales, qui alors exécutent leur mouvement habituel et s'accrochent au tonneau. L'animal reste suspendu (fig. 37).

Généralement, les crochets des dactyles s'enfoncent fortement et l'animal reste ainsi longtemps, remuant ses pattes antérieures avec effort et sans résultat (fig. 37).

On peut provoquer le mouvement des pattes postérieures, en y touchant doucement avec un objet quelconque. Souvent, les pattes antérieures remuent aussi simultanément.

L'amputation des pattes postérieures n'empêche pas l'attachement au tonneau, ni la marche et l'entrée dans son orifice. Cependant l'animal entre alors difficilement, glissant lentement à l'aide de ses pattes antérieures et cognant un peu sur son abdomen.

L'amputation de pattes antérieures rend, bien entendu, ces actions complètement impossibles. L'animal doit être glissé dans le tonneau par l'observateur. Seul, il n'y parvient plus.

